光合作用合成生物学研究现状及未来发展策略

朱新广[1*]　熊　燕[2]　阮梅花[2]　刘　晓[2]　徐　健[3]　钟　超[4]

1 中国科学院植物生理生态研究所 植物分子植物卓越中心和分子遗传国家重点实验室 上海 200032
2 中国科学院上海生命科学研究院（上海营养与健康研究院） 上海 200031
3 中国科学院青岛生物能源与过程研究所 青岛 266101
4 上海科技大学 上海 201210

摘要　首先介绍光合作用在国际及国内研究现状，进而简介当前光合作用合成生物学作为一个新兴学科其主要研究范围及进展，提出我国光合作用合成生物学研究目前面临提高其研究系统性、与需求更紧密结合及提高支持力度等需求。鉴于光合作用对未来粮食安全、能源安全及可持续性生态环境维持具有重要战略意义，其未来发展需聚焦于已有光合作用系统优化、光合系统与光合同化产物利用途径协同、跨物种间光合系统重构、全新光合途径构建、光合系统与生物材料耦合等研究方向。

关键词　光合作用，育种，能源，合成生物学，环境，粮食安全

DOI　10.16418/j.issn.1000-3045.2018.11.012

光合作用是植物利用太阳光能，以 CO_2 和水为原料，合成碳水化合物的生物物理、生物化学过程。光合作用为人类提供粮食、能源，同时也是地球生态系统中碳循环和水循环中的关键一环。光合作用对人类社会的重要性，使得对其的研究及应用一直代表着人类探究自然、改造自然的最前沿。当前，随着基因组学、基因组编辑及合成技术、计算能力的快速发展，一个全新的合成生物学研究模式正在形成：一方面，可以设计并制造全新代谢、结构及调控模式，创制新生物学功能；另一方面，利用该模式为生命科学基础研究提供全新研究材料及视角，从而检验当前生命科学的基本理论及假设。光合作用合成生物学在这个多学科融合的大背景下应运而生。光合作用合成生物学的实质是利用光合作用基本原理，整合多学科理论、技术方法，通过理论设计、工程改造及人工进化等手段，创建新型光合系统，为社会创制更好的粮食、能源、生态系统服务功能供给方式，

*通讯作者

资助项目：中国科学院战略性先导科技专项（XDA08020301、XDB27020105），国家自然科学基金面上项目（31870214），国家高技术研究发展计划（2014AA101601），国家重点基础研究发展计划（2015CB150104），中国科学院国际合作项目（GJHZ1501）

修改稿收到日期：2018年10月31日

并为光合作用研究提供新材料及资源，提高人类认识光合作用、利用光合作用的能力。

1 我国及国际光合作用合成生物学研究现状

历史上，我国在光合作用基础研究上曾经作出重大贡献。早在20世纪60—70年代，我国集中开展了光合作用光能磷酸化的机理研究，提出在ATP合成过程中需要有高能态存在，支持了ATP合成过程中的电化学势梯度学说[1]；同时，中国科学院植物生理研究所殷宏章等在20世纪60年代就认识到冠层光合作用效率对产量有重大贡献，并系统开展其定量研究。近年来，我国在光合作用光反应色素蛋白复合体的结构与功能[2-4]、C_4光合作用等领域[5,6]、Rubisco结构与功能[7]、光合作用光系统调控及建成[8,9]等研究领域获得较大进展。然而，整体而言，我国光合作用研究与美国相比，研究规模及水平仍存在较大差距。对1997—2017年光合作用相关研究的SCI论文进行统计发现，美国在光合作用领域的研究数量及质量都占世界首位，其10年论文量为22 312篇，占该领域世界总文章量的26.04%①；ESI高水平论文量521篇，占ESI高水平论文量1 201篇的43.38%；发表在*Nature*、*Science*、*Cell*（CNS）三大刊的论文量为247篇，占CNS论文量403篇的61.29%。1997—2017年光合作用领域专利申请量中国（12 102件）超过美国（4 288件）排名世界第一，但专利强度为5分②及以上的专利数量，美国（1 025件）排名世界第一，中国（654件）排名第二。

在光合作用合成生物学领域中，近年来国际相关研究团队获得长足发展。尤其是以比尔-梅琳达盖茨基金会支持的国际C_4水稻项目、国际以C_3改良为核心的RIPE项目为支点，当前国际上已经建立了多个光合作用合成生物学研究高地，建立了高度合作的国际研究团队，创建了开展光合作用合成生物学研究的关键工具、平台及资源，并取得重大进展[10]。与此同时，以色列威兹曼研究院在自养大肠杆菌创建方面获得长足进展，实现了利用丙酮酸支持大肠杆菌自养生存[11]，为自养型工业微生物建成跨出实质性一步。

在光合作用合成生物学研究领域，我国科学家也经过多年的努力，在几个研究领域中占据国际领先或者齐平的地位。首先，在国家相关经费尤其是中国科学院战略性先导科技专项的支持下，我国建立了从分子、细胞器、细胞、叶片、冠层乃至整个个体的系列光合作用系统模型[12]，对于指导C_3、C_4及全新光合途径的改造起到支撑作用；近期又连同国际同行，创立了专业学术杂志*in silico Plant*，这为我国在该领域持续开展国际领先性的研究、确立标准制定权奠定了基础。同时，我国也在光呼吸支路改造、藻胆体重建、光合特定基因改造等方面开展了研究[13-18]。

同时，我国研究人员也建立了以蓝细菌等单细胞藻为底盘，生产各类能源及高附加值分子的研究体系及平台[19-22]，树立了以微拟球藻为代表的工业微藻合成生物学模式物种[23-27]，建立了能源微藻合成生物学国际研究合作网络，为深入理解光合作用的网络调控机制，以及设计与构建高效、低成本、可规模化部署的光合产能细胞工厂奠定了基础。同时，结合化学、材料和合成生物学等方面的技术，国际上正在开展有机/无机人工光合复合催化体系，这代表着人工光合领域的一个研究热点。这种具有广阔前景的人工光合作用体系结合了生物系统的催化特异性，以及无机纳米材料的高光电转换效率等优点。其中蛋白酶-纳米材料体系和活细胞-纳米材料体系是该领域中较为常见的两种方法。以活细胞-纳米材料体系为例，这个体系巧妙地结合了细菌体内的代谢通路和无机材料提供代谢通路所需的还原力，从而通过模拟光合作用产生具有高附加值的产物。例如，日本科学家利

① 检索日期：2018-10-08；数据库更新日期：2018-10-05；论文类型限定为Article+Review。

② 利用Innography专利数据库进行检索，检索日期：2018-10-09。专利强度（strength）是该数据库特有的、衡量专利质量的一个指标，该指标是一个复合指标，涉及10多个影响因素，分数越高，专利价值越高，总分是10分。

用光能够让特定半导纳米材料产生电子，电子通过甲基紫精跨膜传递到细胞体内，能驱动含有氢化酶的细菌连续不断地产生氢气[28]。美国科学家则通过 CdS 量子点在细菌的表面原位沉积：在光照条件下，电子传递到细菌体内提供还原力来促进 Wood-Ljungdahl 循环的进行；最后，通过模拟人工光合作用，能直接将 CO_2 代谢生成乙酸，实现了光能到化学能的转化和存储[29,30]。

2 我国在光合作用合成生物学研究方面的短板

尽管我国在光合作用合成生物学相关领域获得一定进展，然而我国在这一领域中的研究仍具有明显短板。

2.1 我国光合作用相关研究仍较为零散

尽管实现了在特定领域（如光合作用系统生物学、光合作用大分子结构与功能等）的国际话语权，但是整体水平仍较低，尤其是国家层次的研究平台尚未建成，这与光合作用在社会发展中的重大战略性意义不相称。与此相对，国际多个发达国家都竞相成立光合作用研究大型团队和平台，这些团队之间也一改已往相互竞争态势，形成了紧密合作的国际光合作用研究群体，占据了当前光合作用合成生物学话语权。

2.2 我国光合作用合成生物学研究目前跟实际应用之间的距离仍较大

在这一方面，首先值得一提的是，鉴于对光合磷酸化的基础研究成果，中国科学院上海植物生理生态研究所在 20 世纪 80 年代就发现，喷洒亚硫酸氢钠可以有效提高叶片环式电子传递，增加 ATP 供给，从而有效提高冠层光合作用效率及作物产量，这是光合作用基础理论研究用于指导生产的一个成功案例[31]。从研究领域看，在粮食、能源等实用领域，我国光合作用相关研究仍较少，在摘要中同时体现“光合作用”与“能源”或者“育种”的研究仅仅为 2 718 篇，占中国光合作用领域论文总量的 22.70%。这一问题也体现在国家大型研究项目的设计与部署上。例如，尽管在“十二五”期间，“973”部署了“人工叶片”项目，“863”合成生物学重大项目部署了“光能人工细胞工厂的构建及应用”课题，但这些研究总体上属于基础研究和共性技术开发，尚未与大规模生物燃料生产的实际分子育种需求相结合。而在“十二五”期间部署的“973”项目“微藻能源规模化制备的科学基础”则侧重于微藻生物柴油生产全流程的示范，基本上没有微藻光合作用的研究内容。

2.3 我国光合作用研究科研经费支持仍然较低

近 10 年国家自然科学基金委员会在重大项目和重点研发计划中，包括了光合作用、矿质营养代谢、发育生物学、逆境生物学等领域，光合作用相关研究在这些领域中所获得的资助最少。在各类作物育种项目中，尽管高光效被认为是大幅度提高产量的重要途径，然而光合作用改良相关研究所得支持相对较少；同样，在生物能源方面，也存在相似问题。如何从政策及经费支持上，有效促使基础研究与应用研究之间的有效融合，是保障光合作用合成生物学研究长足发展的一个关键问题。

3 光合作用在现代及未来社会中的重大战略性支撑作用

3.1 提高光合作用效率在未来提高粮食产量中将起到关键作用

与以往相比，光合作用改造或者改良将在解决未来粮食、能源及维持可持续性的生态环境中将起到更重要的关键性作用。近 50 年来，在矮化育种、杂交育种、分子标记辅助育种等技术的支持下，作物产量得到大幅度提高[32]；因此，尽管世界人口从 1960 年的 30 亿增长到 2018 年的 75 亿，增加了近 1.5 倍[33]，但是全球粮食安全没有受到重大威胁。近些年来，亚洲、非洲、拉丁美洲等地人口持续以近或高于 1% 的年增长率高速增加，然而粮食产量年增加幅度逐年变缓，粮食安全隐患逐步浮现出来。从现在到 2050 年，多种预测都表明，粮食产量需要增长 0.85 倍才能保障如今的人均粮食消耗[34]。在作物收获指数从当前近于或者大于 0.5 的情况下，大幅度提

高收获指数已无可能；另外，随着城市化进程，大幅度提高农用耕种面积可能性也消失的情况下，进一步提高光能利用效率成为未来大幅度提高作物产量潜力的重要甚至是唯一可行的途径[35]。值得一提的是，尽管提高作物抗逆性同样是提高光能利用效率的重要手段；但是，大量研究表明，提高光能利用效率可以同时实现在逆境下的作物产量[36]。

3.2 基于光合作用的生物能源将成为未来重要替代能源形式

在能源供给方面，随着地球上不可再生的化石能源的耗竭，人类目前也同样面临寻求新的替代能源的紧迫任务。基于光合作用的生物能源与核能、风能、太阳能等都成为未来能源的重要选项。与其他替代能源形式相比，基于光合作用的生物能源具有高效率、维护容易、低能耗维持高效运行、可存储、安全性高、不产生温室效应气体等诸多优点。进一步讲，基于藻类的生物质能源生产，也因为其可以不占用农田耕地、光能转化为生物能的产率高等优点，在替代能源中起到越来越重要的作用。美国建立了 4 个生物能源研究基地，包括大湖区生物能源研究中心、生物能源创新中心、联合生物学能源研究所、先进生物能源及生物产品创新研究中心。美国的《可再生燃料标准》规定，到 2022 年，每年燃料供应中混合生物燃料的供应量将达到 360 亿加仑③；巴西《国家能源计划 2030》规划到 2030 年，生物乙醇和生物柴油的年产量分别达到 660 亿加仑和 185 亿加仑。美国提出的《2015—2020 战略研究报告》计划到 2050 年，将生物质能源在整个能源消耗中占据 25%—33%[37]。

3.3 提高光能利用效率是创建绿色、高效农业，创建未来生态文明的关键一环

光合效率的改良和优化是未来创建生态文明、维护未来可持续生态环境的重要途径。当前，由于化肥的过度使用，土地、河流富营养化已经成为我国重大环境问题。到 20 世纪 90 年代，我国湖泊富营养化比例已经高达 77%[38]。提高光能利用效率，创建高产、高效作（植）物，减少化肥使用量，是未来创制绿色、可持续农业发展的关键所在，也是构建国家生态文明的重要一环。进一步讲，当前全球气候变化中最重要的两个因子，即大气 CO_2 浓度增加及温度升高，都是影响光合作用的主要因子[39]。如何改造、优化当前光合作用系统，使之在全球气候变化下仍保持最佳光能转化效率也是当前农业生产中亟待解决的重大问题。

4 未来光合作用合成生物学重大研究方向

当前光合作用合成生物学研究正面临一个宝贵的战略机遇期。国际上尽管在光合作用合成生物学领域中得到较早发展，然而将光合作用合成生物学研究放到较长的历史时期来看，其整个学科发展程度仍然基本处于起步阶段。尽管目前我国在该领域的研究中确实存在较分散、与实际应用联系较少等短板，但是我国开展光合作用合成生物学研究也具有得天独厚的优势。一方面，我国人口众多、历史上近期曾出现过重大饥荒的集体记忆，使得我国在光合作用合成生物学领域启动大规模研究具有强大政治基础和民众支持；另一方面，我国目前在植物遗传学、作物基因组学、合成生物学等领域中都具有国际一流的研究团队，这为光合作用合成生物学研究提供了关键技术及平台基础[40-42]。

同时，当前对光合效率的重新认识也为大规模开展光合作用合成生物学提供了强大理论依据。光合作用运行需要 CO_2、水分和光照，而且其效率深受温度等环境因子的影响；历史上植物适应特定环境条件，进化形成当前的光合作用系统。当前全球 CO_2 浓度已经达到 405 μL/L，是接近于过去 40 万年的全球平均 CO_2 浓度的一倍[43]。如果依据 RCP8.5，国际气候变化委员会（IPCC）利用 EMIC 预测到 2050 年及 2100 年，全球 CO_2 浓度将依次达到 550 和 950 μL/L[39]。长期适应环境形成的当前的植物光合作用系

③ 加仑，美制单位，1 加仑等于 3.785 升。

统（包括光反应、碳代谢等）必须进行调整、改造才得以适应全新的生长环境；进一步讲，在自然选择中，植物进化出的诸多性状其最大目的是扩大自己向后代传递遗传信息的能力，而不是高光效。最后，在进化及人工选择过程中，植物仅能够利用现有的遗传资源及工具，没有方法进化出最高、最优化的可将光能转化为化学能的系统[35,44]。所有这些都表明，在当前及未来，植物光合系统离实现最佳光能利用效率相差甚远，利用合成生物学技术，人工干预、优化及改造光合系统，提高光能利用效率，从而为人类更好地提供粮食、能源供给。

当前，光合作用合成生物学研究逐渐形成以下 5 个研究方向（表 1）。

4.1 现有光合途径自然变异的合成生物学改造及优化

光合作用合成生物学近期目标是利用自然界已有光合作用系统，挖掘当前系统得以改造及优化的位点，进而通过合成生物学手段，改造、优化现存光合系统，提高其光能利用效率。这个方面需要进行系统改良的靶标包括：Rubisco 动力学参数，ATP 合成酶结构及功能，天线系统大小及组成，碳代谢酶含量及调控，叶片结构，光合系统高光、低光、动态光强的利用能力，以及光合作用在高温、低温下的功能等。

4.2 光合系统与光合同化产物利用途径协同

通过光合作用合成生物学研究，定向调控光合产物消耗相关代谢过程，将不仅有利于提高光能利用效率及作物产量，也为利用“植物工厂”生产高能、高附加值原料提供全新途径。这里目前亟待布局的研究包括：改造植物源库流系统，优化光合产物的运输、存储、分解及利用，优化根系对光合产物的存储；优化源库流互作，提高全生育期的光能利用效率；改造植物激素对光合作用的调控作用，释放光合潜力，提高光能利用效率；改造光合作用系统与基本代谢途径，在提高生长速度的同时，提高油脂合成速度。

4.3 自然界已有高光效光合途径的跨物种重建

将具有高光效特征的光合作用系统在当前作物中进行有效重建，实现大幅度提高作物光能、水分及氮素利用效率。这些途径包括：在 C_3 植物中实现 C_4 光合作用改造、羧体重建、pyranoid 重建等；扩充光合作用可用光谱范围，如建立藻胆体、叶绿素 *d* 和叶绿素 *f* 等扩充光谱；将景天酸代谢途径（CAM）途径转入当前 C_3 植物，提高 C_3 植物抗旱性。

4.4 创建全新光合系统

基于光合系统运行的分子机理，开展全新的自然界尚不存在的光合系统的构建，拓展光合系统利用多种能源渠道，将为扩展粮食、能源生产渠道，提供巨大潜能。这方面可以进行的基础及应用研究包括：构建全新 CO_2 固定通路，建立不用 Rubisco 的、更高效的 CO_2 固定通路；创制自养型大肠杆菌，建立全新工业微生物底盘；建立全新光合代谢合成通路，实现直接利用以纤维素为基本组成部分的生物量为能源，生产淀粉、蔗糖等工业用糖的高效光合代谢通路；建立全新代谢通路，实现利用光以外能源（如还原能等）为能源，开展 CO_2 固定的新型光合代谢通路。

4.5 创制光合系统-新材料复合体

基于光合系统的分子机理，创建新型光合系统-材料整合系统，高效生产 O_2、H_2、电能等高附加值产品。这方面可以进行的基础及应用研究包括：建立人工光合系统，利用人工系统生产 O_2、电能、氢能，构建利用人工光合系统生产光合产物的人造光合系统——叶片光合与智能材料有机结合，这包括在叶片表面建立蜡质层，提高叶片反射提高抗旱性；叶片内植入具有 CO_2 吸收及释放能力的全新材料，在气孔下腔建立高 CO_2 浓度区域。除此以外，针对现有人工光合体系的诸多局限性（例如光合过程中，无机材料产生的空穴对有机系统的破坏作用，以及无机和有机材料催化活性的不匹配性等），可以利用理性设计策略通过自组装的方法来精确组装光催化所需要的酶和无机纳米材料，提高电荷传输和催化效率，同时减少无机材料在光催化过程中对生物体系造成的光损伤，从而为推进人工光合作用体系的实际应用提供有力的保障。

表 1　光合作用改造可以实现的对光能利用效率的提供潜力、主要技术难点及其产业化实现时间表

主要研究方向	重要研究课题	预期目标	关键技术困难	产业化实现所需时间（年）	文献
现有光合途径自然变异的合成生物学改造及优化	Rubisco 动力学参数	冠层光合提高 30%	叶绿体转化	10	[45]
	ATP 合成酶结构与功能	未知	叶绿体转化	10	无
	天线系统大小	冠层光合提高 3%；氮素利用效率提高30%	无	5	[46]
	碳代谢含量	叶片光合可以提高 60%	无	5	[47]
	叶片结构	未评估	叶片结构的遗传控制因子	10	[48]
	高低光转变阶段下，NPQ 变化速度	30%	无	5	[10,49]
光合系统与植物基本代谢及库相关过程的耦合优化系统	优化源库流系统	提高整个生育期光合 CO_2 固定达 70%；提高对空气中 CO_2 的固定	阐明控制库、流的遗传控制因子	10	
	优化源库流，降低光合产物对光合器官的抑制	未评估	阐述光合在后期受抑制的调控因子	10	无
	改造激素对光合器官的调控作用	未评估	阐明激素控制光合效率的关键调控元件	10	无
	改造光合与基本代谢的整合	提高光合效率，提高油脂合成速度	发现最佳光合及脂类合成调控模式	10	无
自然界已有高光效光合途径的跨物种重建	C_4 改造	提高叶片光合效率 50%	查明控制花环结构的关键调控因子	20	[50]
	羧体改造	提高叶片光合效率 70%	阐明羧体的关键蛋白组分，叶绿体转化	20	[51]
	pyranoid改造	未评估	阐明 pyranoid 组分，叶绿体转化	20	
	景天酸代谢途径（CAM）改造	未评估，水分利用效率提高	阐明 CAM 的调控机制	20	
	建立藻胆体	未评估，拓展光谱吸收范围	阐明最小藻胆体单位的组成成分	20	
	重建叶绿素 *d*、叶绿素 *f*	未评估	阐明叶绿素 *d* 和 *f* 的合成途径	10	[52]
创建全新关合途径	建立光呼吸支路	5%—20%	设计最佳光呼吸支路并与已有代谢途径耦联	5	[15]
	建立全新 CO_2 固定通路	实现利用 Rubisco 之外的酶进行 CO_2 固定	叶绿体转化、大载体构建	15	
	构建自养型大肠杆菌	建立自养型全新工业底盘微生物		10	[11]
	建立全新光合代谢途径	实现利用纤维素为能源，生产淀粉、蔗糖等糖类，极大提高实际收获指数	代谢途径设计及进化策略设计	10	
	利用光能之外的能源，开展 CO_2 固定			20	
建立光合-新材料复合系统	人工光合产氢、产氧、产电	实现利用光合的原理，生产氧气、氢气及电能		20	[28-30]
	建立叶片-新材料复合体	提高叶片抗旱性、叶片内部的 CO_2 浓度		20	

参考文献

1 Shen Y K, Shen G M. The “Light Intensity Effect” and intermediate steps of photophosphorylation. Scientia Sinica, 1962, 8: 1087-1106.

2 Liu Z, Yan H, Wang K, et al. Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution. Nature, 2004, 428: 287-292.

3 Wei X P, Su X D, Cao P, et al. Structure of spinach photosystem II- LHCII supercomplex at 3.2 Å resolution. Nature, 2016, 534: 69-74.

4 Pan X W, Ma J, Su X D, et al. Structure of the maize photosystem I supercomplex with light-harvesting complexes I and II. Science,

2018, 360: 1109-1113.

5 Chen Y B, Lu T, Wang H X, et al. Post-translational modification of maize chloroplast pyruvate orthophosphate dikinase reveals the precise regulatory mechanism of its enzyme activity. Plant Physiology, 2014, 165: 534-549.

6 Wang Y, Bräutigam A, Weber A P M, et al. Three distinct biochemical subtypes of C_4 photosynthesis? A modelling analysis. Journal of Experimental Botany, 2014, 65: 3567-3578.

7 Gao X, Hong H, Li W C, et al. Down-regulation of Rubisco activity by non-enzymatic acetylation of RbcL. Molecular Plant, 2016, 9: 1018-1027.

8 Liu J, Yang H X, Lu Q T, et al. PsbP-domain protein1, a nuclear-encoded thylakoid lumenal protein, is essential for photosystem I assembly in *Arabidopsis*. Plant Cell, 2012, 24: 4992-5006.

9 Zhang F, Tang W J, Hedtke B, et al. Tetrapyrrole biosynthetic enzyme protoporphyrinogen IX oxidase 1 is required for plastid RNA editing. PNAS, 2014, 111: 2023-2028.

10 Kromdijk J, Głowacka K, Leonelli L, et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. Science, 2016, 354: 857-861.

11 Antonovsky N, Gleizer S, Elad Noor E, et al. Sugar synthesis from CO_2 in *Escherichia coli*. Cell, 2016, 166: 115-125.

12 Xiao Y, Chang T G, Song Q F, et al. ePlant for quantitative and predictive plant science research in the big data era – Lay the foundation for the future model guided crop breeding, engineering and agronomy. Quantitative Biology, 2017, 5: 260-271.

13 Feng L, Wang K, Li Y, et al. Overexpression of SBPase enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic rice plants. Plant Cell Reports, 2007, 26: 1635-1646.

14 Xu H, Zhang J, Zeng J, et al. Inducible antisense suppression of glycolate oxidase reveals its strong regulation over photosynthesis in rice. Journal of Experimental Botany, 2009, 60: 1799-1809.

15 Xin C P, Tholen D, Devloo V, et al. The benefits of photorespiratory bypasses: how can they work? Plant Physiology, 2015, 167: 574-585.

16 Tang K, Ding W-L, Höppner A, et al. The terminal phycobilisome emitter, LCM: a light-harvesting pigment with a phytochrome chromophore. PNAS, 2015, 112(52): 15880-15885.

17 Wei L, Wang Q T, Xin Y, et al. Enhancing photosynthetic biomass productivity of industrial oleaginous microalgae by overexpression of RuBisCO activase. Algal Research, 2017, 27: 366-375.

18 Zhao C, Höppner A, Xu Q-Z, et al. Structures and enzymatic mechanisms of phycobiliprotein lyases CpcE/F and PecE/F. PNAS, 2017, 114(50): 13170-13175.

19 Zhou J, Zhang F, Meng H, et al. Introducing extra NADPH consumption ability significantly increases the photosynthetic efficiency and biomass production of cyanobacteria. Metabolic Engineering, 2016, 38: 217-227.

20 Sun T, Li S, Song X, et al. Toolboxes for cyanobacteria: Recent advances and future direction. Biotechnology Advances, 2018, 36(4): 1293-1307.

21 Luan G, Lu X. Tailoring cyanobacterial cell factory for improved industrial properties. Biotechnology Advances, 2018, 36(2): 430-442.

22 Zhang H, Liu Y, Nie X, et al. The cyanobacterial ornithine-ammonia cycle involves an arginine dihydrolase. Nature Chemical Biology, 2018, 14: 575-581.

23 Wang D, Ning K, Li J, et al. *Nannochloropsis* genomes reveal evolution of microalgal oleaginous traits. PLoS Genetics, 2014, 10: e1004094.

24 Li J, Han D, Wang D, et al. Choreography of transcriptomes and lipidomes of *Nannochloropsis* reveals the mechanisms of oil synthesis in microalgae. Plant Cell, 2014, 26(4): 1645-1665.

25 Wang Q, Lu Y, Xin Y, et al. Genome editing of model oleaginous microalgae *Nannochloropsis* spp. by CRISPR/Cas9. Plant Journal, 2016, 88(6): 1071-1081.

26 Wei L, Xin Y, Wang Q, et al. RNAi-based targeted gene knockdown in the model oleaginous microalgae *Nannochloropsis*

oceanica. Plant Journal, 2017, 89(6): 1236-1250.

27 Xin Y, Lu Y, Lee Y Y, et al. Producing designer oils in industrial microalgae by rational modulation of co-evolving type-2 diacylglycerol acyltransferases. Molecular Plant, 2017, 10(12): 1523-1539.

28 Honda Y, Hagiwara H, Ida S, et al. Application to photocatalytic H_2 production of a whole-cell reaction by recombinant *Escherichia coli* cells expressing [FeFe]-hydrogenase and maturases genes. Angewandte Chemie International Edition, 2016, 55: 8045-8048.

29 Sakimoto K K, Wong A B, Yang P. Self-photosensitization of nonphotosynthetic bacteria for solar-to-chemical production. Science, 2016, 351: 74-77.

30 Zhang H, Liu H, Yang P, et al. Bacteria photosensitized by intracellular gold nanoclusters for solar fuel production. Nature Nanotechnology, 2018, 13: 900-905.

31 魏家绵, 沈允钢, 李德耀, 等. 亚硫酸氢钠在低光强下叶绿体循环光合磷酸化的促进作用. 植物生理学报, 1989, 1: 101-104.

32 Qian Q, Guo L, Smith S M, et al. Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design. National Science Review, 2016, 3: 283-294.

33 United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division. World Population Prospects: The 2017 Revision, Volume I: Comprehensive Tables (ST/ESA/SER.A/399). [2018-10-30]. https://population.un.org/wpp/Publications/Files/WPP2017_Volume-I_Comprehensive-Tables.pdf.

34 Ray D K, Mueller N D, West P C, et al. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. PLoS ONE, 2013, 8: e66428.

35 Zhu X G, Long S P, Ort D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. Annual Review of Plant Biologist, 2010, 61: 235-261.

36 Boyer J. Plant productivity and environment. Science, 1982, 219: 443-448.

37 Bauen A, Berndes G, Junginger M, et al. Bioenergy: a sustainable and reliable energy source. A review of status and prospects. Netherlands: International Energy Agency Bioenergy, 2009.

38 金根东. 我国湖泊富营养化研究现状. 现代农业科技, 2008, 16: 334-336.

39 IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland: IPCC, 2014.

40 Huang X, Han B. Natural variations and genome-wide association studies in crop plants. Annual Review of Plant Biologist, 2014, 65: 531-551.

41 Xing Y, Zhang Q. Genetic and molecular bases of rice yield. Annual Review of Plant Biologist, 2010, 61: 421-442.

42 Shao Y, Lu N, Wu Z, et al. Creating a functional single-chromosome yeast. Nature, 2018, 560: 331-335.

43 Barnola J M, Raynaud D, Lorius C, et al. Historical CO_2 record from the Vostok ice core. In Trends: a Compendium of Data on Global Change. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory: Department of Energy, Oak Ridge, 1999.

44 Long S P, Marshall A M, Zhu X G. Engineering crop photosynthesis and yield potential to meet global food demand of 2050. Cell, 2015, 161: 56-66.

45 Zhu X G, Portis J A R, Long S P. Would transformation of C_3 crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis. Plant Cell and Environment, 2004, 27: 155-165.

46 Song Q F, Wang Y, Qu M, et al. The impact of modifying photosystem antenna size on canopy photosynthetic efficiency. Plant Cell and Environment, 2017, 40: 2946-2957.

47 Zhu X G, de Sturler E, Long S P. Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: A numerical simulation using an

evolutionary algorithm. Plant Physiology, 2007, 145: 513-526.

48 Xiao Y, Zhu X G. Component of mesophyll resistance and their environmental responses. Plant Cell and Environment, 2017, 40: 2729-2742.

49 Zhu X G, Whitmarsh J, Ort D R, et al. The slow reversibility of photosystem II thermal energy dissipation on transfer from high to low light may cause large losses in carbon gain by crop canopies: a theoretical analysis. Journal of Experimental Botany, 2004, 55: 1167-1175.

50 Langdale J A. C_4 cycles: past, present, and future research on C_4 photosynthesis. Plant Cell, 2011, 23: 3879-3892.

51 McGrath J M, Long S P. Can the cyanobacterial carbon-concentrating mechanism increase photosynthesis in crop species? A theoretical analysis. Plant Physiology, 2014, 164: 2247-2261.

52 Blankenship R E, Chen M. Spectral expansion and antenna reduction can enhance photosynthesis for energy production. Current Opinion in Chemical Biology, 2013, 17: 457-461.

Research Status and Future Development Strategies of Synthetic Biology in Photosynthesis

ZHU Xinguang[1*] XIONG Yan[2] RUAN Meihua[2] LIU Xiao[2] XU Jian[3] ZHONG Chao[4]

（1 CAS Center for Excellence of Molecular Plant Sciences, National Key Laboratory for Plant Molecular Genetics, Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China;

2 Shanghai Institute of Nutrition and Health, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200031, China;

3 Qingdao Institute of Bioenergy and Bioprocess Technology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266101, China;

4 ShanghaiTech University, Shanghai 201210, China）

Abstract This perspective first introduces the current status of photosynthesis research in China and in the world, followed by a brief discussion of the major progress of photosynthesis synthetic biology. Then we demonstrate the major weakness of current photosynthesis synthetic biology research in China, which includes fragmented research topics, lack of strong link to its end application and shortage of research funding, etc. Photosynthesis research will play a crucial role for the future global food security, energy security, and maintenance of a sustainable ecosystem and environment. The future photosynthesis synthetic biology research can focus on optimization of existing photosynthetic systems, coordination of photosystem with the metabolisms consuming photosynthate, reconstruction of existing efficient photosynthetic systems, construction of novel photosynthetic systems, and creation of hybrid systems by combining photosynthetic systems and novel bio-material. To effectively promote photosynthesis systems biology research, we propose to establish a series of technical platforms and theories and corresponding policies.

Keywords photosynthesis, breeding, energy security, synthetic biology, environment, food security

*Corresponding author



朱新广　中国科学院植物生理生态研究所植物分子遗传国家重点实验室研究员，博士。由于发现提高光合效率的新途径，2013年被国际光合作用协会授予“Melvin Calvin - Andrew Benson Award”。曾任 *Global Change Biology Bioenergy* 编委；现任 *Plant Cell and Environment*、*Frontiers in Plant Physiology*、*Royal Society Open Science* 和 *Frontiers in Plant Systems Biology* 编委；创立的 *in silico Plants* 杂志是F1000Prime的成员。目前已发表文章110篇，被引用7 600次以上。E-mail: zhuxg@sippe.ac.cn

ZHU Xinguang　Principle Investigator of the National Key Laboratory for Plant Molecular Genetics, Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences (CAS). In 2013, Dr. Zhu was awarded the Melvin Calvin-Andrew Benson Award by the International Society of Photosynthesis Research to recognize his contribution of modeling photosynthesis and identifying new options to improve photosynthetic efficiency. Now he serves on editorial boards of *Plant Cell and Environment*, *Frontiers in Plant Physiology*, *Royal Society Open Science* and *Frontiers in Plant Systems Biology*. He co-founded the journal *in silico Plant*, is a member of the F1000Prime. He has published more than 110 papers and these papers have been cited over 7600 times. E-mail: zhuxg@sippe.ac.cn

■责任编辑：岳凌生